

AISLAMIENTO GEOGRÁFICO Y AISLAMIENTO ECOLÓGICO EN LAS COMUNIDADES DE GASTERÓPODOS DE DUNA: EL EJEMPLO DE CERDEÑA¹

C.F. SACCHI²

PALABRAS CLAVE: Gasterópodos, aislamiento, dunas.

KEYWORDS: Landsnails, isolation, littoral dunes.

RESUMEN. Se analizan los mecanismos de aislamiento y los patrones de flujo faunístico y genético, en comunidades de caracoles terrestres de países circum-Mediterráneos, para hábitats continentales e insulares.

Comparadas con hábitats calcáreos, las dunas litorales no pueden ser consideradas como sistemas cerrados en los que sería esperable encontrar elementos paleoendémicos o especies particularmente significativas para el biogeógrafo. Sin embargo en Cerdeña, debido principalmente a la presencia de materiales silíceos que no permiten penetraciones hacia el interior ni intercambios faunísticos en comunidades dependientes de suelos haloides, se pueden reconocer algunos ejemplos de islas ecológicas “oceánicas” y “continentales”. En estas últimas, las especies xerófilas de hábitats no litorales, procedentes de los montes circundantes, pueden reemplazar a las comunidades dunares típicas. Las islas “oceánicas”, igualmente sometidas a condiciones de aislamiento fuerte y prolongado, pueden ser colonizadas por especies extrañas a la fauna sarda. Ambos casos representan modelos de explotación local, por inmigrantes fortuitos, de unos recursos disponibles, que no pueden ser utilizados por un tipo de fauna más especializada.

RESUM. AÏLLAMENT GEOGRÀFIC I AÏLLAMENT ECOLÒGIC A LES COMUNITATS DE GASTERÒPODES DE DUNA: L'EXEMPLE DE SARDENYA. S'analitzen els mecanismes d'aïllament i els patrons de flux faunístic i genètic, a comunitats de caragols terrestres i aquàtics de països circum-Mediterranis, tant per a hàbitats continentals com insulars.

¹ Este trabajo corresponde a la conferencia inaugural de las *II Jornades del Medi Ambient a les Balears*, pronunciada por el autor el día 23 de abril de 1990.

² Dipartimento di Genetica, sezione di Ecologia, Università di Pavia, Piazza Botta, 10, 27100 Pavia (Italia).

Comparades amb hàbitats calcaris, les dunes litorals no poden ésser considerades com a sistemes tancats en els que seria esperable trobar elements paleoendèmics o espècies particularment significatives per als biogeògrafs. Però a Sardenya, degut fonamentalment a la presència de materials silícics, que no permeten penetracions vers l'interior ni intercanvis faunístics a les comunitats lligades a sòls salins, és possible reconèixer alguns exemples d'illes ecològiques "oceàniques" o "continentals". En aquestes darreres, als sistemes arenosos litorals sotmesos a un aïllament important, les espècies xeròfiles d'hàbitats no litorals, provinents de les muntanyes envoltants, poden substituir les comunitats dunars característiques. Les illes "oceàniques" suposen la colonització d'aquests mateixos sistemes, en condicions d'aïllament fort i prolongat, per espècies estranyes a la fauna sarda. Ambdós casos representen models d'explotació local, per immigrants fortuïts, d'uns recursos abundants, que no poden ésser emprats per un tipus de fauna més especialitzada.

SUMMARY. GEOGRAPHICAL AND ECOLOGICAL ISOLATION IN DUNE-INHABITING LAND SNAILS: THE CASE OF SARDINIA. Barriers of faunistic and genetic flow patterns between typical land snails communities in circum-Mediterranean countries are shortly outlined, both for insular and continental habitats.

As compared with calcareous rocks or other lime-rich habitats, the littoral dunes cannot be considered as "closed" habitats, where we may expect to find palaeoendemic elements or particularly significant species for the biogeographer and the landscape historian. However in Sardinia, due to a mainly siliceous hinterland that does not allow inland penetrations and faunistic exchanges for communities tied to haloid soils, a few examples of "oceanic" and "continental" ecological islands can be recognized. In the latter, local drought-adapted species of non-littoral habitats, coming from the surrounding hills, can replace the dune communities in strongly isolated sandshore systems. The former, also in conditions of marked and long-lasting isolation, can be settled even by alien species not really belonging to Sardinian fauna. Both cases represent models of local exploitation, through fortuitous immigrant, of the spare resources that more specialized fauna is so unable to reach.

**Mucho aprenderemos en los libros, pero más aprendemos
en la contemplación de la Naturaleza, causa y ocasión de todos los libros.**

(Santiago Ramón y Cajal)

AISLAMIENTO EN LOS MOLUSCOS TERRESTRES DEL MUNDO MEDITERRÁNEO: ENDEMISMOS

La fauna malacològica de las grandes islas mediterráneas ofrece frecuentes ejemplos de fragmentación microalopátrica, parecidos a los que se hallan en regiones continentales próximas. Son manifestaciones microevolutivas, a nivel específico o subespecífico, que se observan con esquemas particularmente evidentes y puntuales en organismos con ecología rupícola y calcícola. Para ellos, cada macizo montañoso, cada pared o peñasco e incluso, a veces, modestas rocas topográficamente fragmentadas, constituyen islas edáficas, rodeadas por suelos y vegetación de tipo diferente. Estas fragmentaciones menudas han

sido estudiadas en la región mediterránea, principalmente entre los Helícidos, familia que muestra, en sus géneros y especies, llamativos abanicos de variaciones morfológicas de las conchas. Aunque menos evidentes, relaciones entre aislamiento y microevolución pueden estudiarse en otras familias de Pulmonados continentales, como los Clausiliidos, Condrinidos y Enidos, y también en grupos de prosobranquios de nuestras montañas (SACCHI, 1956 y 1963).

La analogía de procesos ecológicos y evolutivos entre islas de gran superficie y continentes, está fundada sobre la constatación evidente que una isla como Cerdeña, o como Mallorca, en realidad tiene el valor de un pequeño continente (figura 1) con un espacio zoogeográfico casi ilimitado para animales minúsculos, ectotérmicos, con etología sedentaria, adaptados a condiciones edáficas especializadas y conservadoras, como son los gasterópodos rupícolas (SACCHI, 1989).

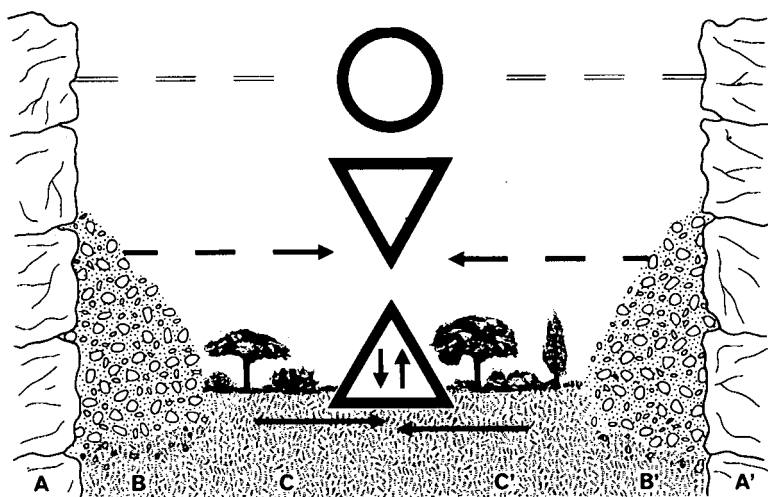


Fig 1.- Aislamiento ecológico y posibilidades de flujo faunístico y génico entre taxocenosis de Moluscos terrestres mediterráneos. Según SACCHI (1963), redibujado. A-A' = asociaciones estrictamente rupícolas; B-B' = asociaciones calcícolas de zonas pedregosas y suelos haloides; C-C' = asociaciones edáficas eurioicas.

Outlines of faunistic and genetic flows between land snail associations of the Mediterranean. A-A' = strictly rock-inhabiting associations; B-B' = associations from rubble and related lime-rich soils; C-C' = edaphism-indifferent associations. Redrawn from SACCHI (1963).

Fenómenos que se desarrollan en espacios de pocos kilómetros no obedecen a modelos muy diferentes, según se trate del mundo bético o del balear, de las montañas de los Apeninos, o de las sierras del norte de Sicilia, tanto si esta microevolución es el resultado de efectos de fundación o de otros mecanismos de dispersión fortuita del polimorfismo genético, o como consecuencia evolutiva de presiones selectivas análogas y paralelas.

La mediación del mar, como aislamiento geográfico, puede favorecer la fragmentación de especies y su radiación hacia formas extremas de la concha, *Exzessivformen*, verdaderas “razas astilla”, *Splitterrassen*, tal como lo demostró JAECKEL (1952) y lo confirmaron otros autores (CUERDA, 1989) para la radiación de las *Xeroplexa*, en los islotes circumbaleáricos. En esta línea está la propuesta de RENSCH (1937) para la miriada de especies y subespecies de *Murella*, puntiformes en su distribución en la parte occidental de Sicilia; en esta zona la acción de transgresiones marinas pleistocénicas fragmentó las sierras litorales en pequeñas islas, que volvieron a integrarse a la isla principal al final de las glaciaciones.

Sin embargo, hemos comprobado que un aislamiento paleogeográfico de este tipo no es indispensable para la formación de razas-astilla, es suficiente el aislamiento ecológico dentro de un “mar” de suelos no colonizables, como ha sido puesto de manifiesto para *Murella* y para otros muchos casos (SACCHI, 1956 y 1963). También se conocen en artefactos humanos de piedra caliza, perdidos entre extensiones de tierra de cultivo (BACCI, 1951).

A pesar de la edad, bastante moderna, de las costas e islas mediterráneas (GIUSTI & MANGANELLI, 1984), podemos calificar de paleoendemismos los grupos principales de Pulmonados rupícolas de distribución aislada y limitada; estos Gasterópodos viven en ambientes poco accesibles, ecológicamente muy selectivos por razones tróficas y, más genéricamente, energéticas; al mismo tiempo se mantienen al amparo de invasiones y de la competencia por especies ecológicamente menos especializadas. Constituyen, pues, comunidades poco contaminadas por la ola de poblamientos post-glaciales que han modificado la identidad faunística de las costas mediterráneas, “europeizándola” con la llegada de especies ecológicamente “modernas”, eurítopas y eurioicas, procedentes de zonas de refugio periféricas, sobre todo sud-occidentales; estas especies han provocado homogeneización faunística en medios abiertos, menos exclusivos, más fácilmente colonizables (SACCHI, 1963 y 1989, LA GRECA & SACCHI, 1957). De esta forma quedan las taxocenosis rupícolas al amparo de la potentísima componente de trivialización del paisaje representada por

la actividad humana. Sicilia ha podido así conservar sus *Murella*, Baleares sus *Iberellus*, Mallorca su *Allognathus*, y Canarias sus *Hemicycla*, fomentando la radiación evolutiva local de estos elementos antiguos.

AISLAMIENTO EN TAXOCENOSIS NO RUPÍCOLAS

En distintas islas mediterráneas también se hallan elementos paleoendémicos en especies no rupícolas, habitualmente calcífilas. El aislamiento ecológico en estas especies es menos estricto (figura 1) aunque deban cruzar flujos faunísticos y genéticos a través de ambientes poblados por faunas de otra ecología. En este segundo tipo fundamental de paleoendemismos contamos, por ejemplo, con Helicelinas, Clausiliidos o Enidos de zonas pedregosas, que pueden establecer flujos aprovechando una relativa movilidad de sus substratos típicos: movilidad natural, o alentada por la intervención milenaria del hombre.

Por otro lado, en los ensayos de colonización de substratos nuevos, estos elementos petrícolas tienen que pasar por condiciones nuevas, compitiendo y enfrentándose a otras especies de taxocenosis intermedias entre zonas pedregosas con el riesgo de encontrarse con predadores y competidores previamente desconocidos.

Según varios autores, esta segunda categoría de malacofauna puede incluirse en taxocenosis ruderales. Creo que sería mejor conservar el término ruderal para especies, si no polinitrófilas, sí, al menos, antropócoras. Seguramente el verdadero elemento ruderal tiene problemas de difusión y aislamiento bastante parecidos, aunque las especies auténticas ruderales tienen un valor ecológico globalmente superior que las especies de zonas pedregosas, y su moderna difusión, a veces pandémica, puede fundamentarse en una adaptabilidad, individual y específica, mucho más amplia, junto a una relativa indiferencia edáfica. Por otra parte, como en nuestro mundo el predominante ambiente humano es creador, o condicionador potente de medios intrínsecamente multiformes y movedizos, continuamente modificados en el espacio y el tiempo, las especies animales que se adaptan más directamente a convivir pagan ciertas ventajas con una incertidumbre de supervivencia. El hecho de presentarse situaciones con recursos energéticos más abundantes y constantes, explotados por ecologías polinitrófilas, omnívoras, coprófagas; situaciones de destrucción de barreras geográficas y ecológicas; situaciones

con ausencia de parásitos, predadores, competidores, etc., tiene como contrapartida la precaria existencia del ambiente mismo, que el hombre crea y destruye según ritmos imprevisibles para la especie ruderal. De esta forma, los espacios más intensamente antropizados son teatros de apariciones y desapariciones de especies adventicias, potenciales cabezas de puente para ensayos de adaptación y naturalización de especies que pueden, en caso de tener éxito, llegar a ocupar grandes regiones geográficas (SACCHI, 1952a; 1960, LA GRECA & SACCHI, 1957).

En el aspecto morfológico hay que señalar el paralelismo morfológico (sensu SACCHI, 1985b) de muchas especies pertenecientes a esta fauna malacológica ruderal. Son convergencias particularmente evidentes las de Helicelinas mediterráneas que desde taxones diferentes llegan a formar conchas muy parecidas bajo una misma presión selectiva. En *Cernuella*, *Candidula*, *Xerotricha*, *Xeroplexa*, *Trochoidea*..., estas adaptaciones se traducen en conchas aplastadas, rugosas, de color pardo o lívido, con bandas poco distintas y en una ecología genéricamente esciáfila. Son convergencias que crean complicados problemas taxonómicos y microsistemáticos. Hay, por cierto, en las Helicelinas formas por converso muy altas (*Cochlicella*), tan altas que llegan a aciculares, ofreciendo así ventajas análogas de abrigo y protección microclimática a las formas discoidales y deprimidas (SACCHI, 1971; SACCHI & VIOLANI, 1977).

Sin embargo, cuando por factores geográficos o ambientales, de la actualidad o históricos, hay un aislamiento eficaz, se pueden hallar ejemplos significativos de "razas astilla", particularmente en especies más calcífilas, que son más fácilmente aislables, como en las *Candidula* del Apenino meridional calizo, las *Trochoidea* de Sicilia e islas mayores adyacentes, y las *Xeroplexa* circumbaleáricas que hemos citado anteriormente (SACCHI, 1964).

MALACOFAUNA E HIPÓTESIS DE COLONIZACIÓN INSULAR

El sustrato calizo siempre constituye una premisa óptima de colonización insular que puede estar corregida, en lo desfavorable de su influencia (aridez), por microclimas húmedos y vegetación suficientemente densa. Este sustrato resulta óptimo no solo en especies rupícolas o de tipo ruderal, sino también en Gasterópodos continentales de otras exigencias ecológicas, incluso los más eurioicos, como los grandes Helícidos, tan a menudo transportados por el hombre (*Eobania*, *Otala*, *Cryptomphalus*, *Cantareus*...).

Como resultado de lo anteriormente expuesto, hay que preguntarse cuanta validez tienen las hipótesis clásicas o modernas de instalación insular, las cuales subrayan la importancia de la superficie de las islas y su distancia al continente. Las hipótesis de la escuela de MC ARTHUR & WILSON (1967); o modelos que insisten en la geometría del continente donde aparecen los flujos inmigratorios hacia las islas (TAYLOR, 1987) no podrían aplicarse sino muy críticamente a nuestro mundo y nuestro material biológico. Las islas más pequeñas de nuestro mar están muy raramente situadas lejos del continente o de grandes islas adyacentes y, en muchos casos, formaron parte, en fases regresivas pleistocénicas, de estos mismos territorios, son típicas islas "continentales". Las islas "oceánicas" en el Mediterráneo, son volcánicas, poco frecuentes y pobres en calcio movilizable. Por su naturaleza química sus poblamientos de moluscos son básicamente menos ricos en especies e individuos, en comparación con islotes más pequeños, pero de suelo calizo. Finalmente, la acción constructiva, pero trivializante del hombre, es siempre importante (LA GRECA & SACCHI, 1957; SACCHI, 1957). Esta acción puede jugar un papel importante también en islotes hoy apartados y deshabitados que, sin embargo, pudieron ser utilizados por campesinos o mineros, cuando no, estaciones militares, guarida de corsarios, abrigo de pescadores y navegantes e, incluso, colonias penitenciarias.

De esta manera se explican presencias florísticas y faunísticas enigmáticas (LA GRECA & SACCHI, 1957; SACCHI, 1957; 1960; ZAVATTARI, 1960) atribuidas al hombre navegante, campesino y constructor, si no ¿cómo se explican los elementos faunísticos "italianos" en Menorca? (SACCHI, 1957; 1958).

Con más realismo y prudencia podríamos adaptar a nuestros problemas hipótesis más modernas, aceptando así las objeciones de HANSKI & PELTONEN (1988) al citado modelo de TAYLOR (1987). Estos autores declaran que en modelos realísticos la geometría del continente y de las islas debe ser integrada en la etología de los migrantes, y LOMOLINO (1990), al mismo tiempo, mantiene la importancia de los factores geométricos, concluyendo la exposición de su modelo afirmando que "la tasa de inmigración y, más en general, la estructura de las comunidades insulares, puede ser influida por la geometría de las islas y de las fuentes potenciales, pero también por las características de especies y barreras en juego" (hipótesis del area-blanco).

La hipótesis "energética" de WRIGHT (1983) nos parece la más ecológica de todas. Este modelo subraya la importancia de la energía localmente disponible. Esto quiere decir, simplificando al extremo, que una especie puede

hallarse abundante en una isla si en esta encuentra recursos abundantes. Por otra parte, discute de forma partidaria y con sentido naturalístico, varias situaciones y posibilidades, reconociendo en su propio ensayo que hay que integrar "factores especies-limitantes", variables según lugares y organismos considerados. En este sentido, la teoría energética solo representa un paso en esta dirección. Si integramos la energía (que podría ser trófica, térmica, luminosa, etc.) al aspecto químico-edáfico, tendríamos un cuadro hipotético valedero para presencias, abundancias y posibilidades de extinción de los poblamientos malacológicos de nuestras islas.

ENANISMO INSULAR

El enanismo insular es un fenómeno bastante frecuente en islas del Mediterráneo Occidental, y merece una referencia porque se conocen casos en diversos grupos ecológicos de Gasterópodos y en distintas taxocenosis rupícolas, de medio ruderal, y también en especies de ecología relativamente indiferente, potencialmente capaces de establecer flujos entre poblaciones (figura 1) con una sola limitación de concomitante presencia —y posible competencia— de otras especies eurioicas.

Los enanismos insulares son muy conocidos, precisamente en una de las especies mediterráneas más eurioicas, el común Helicido comestible *Eobania vermiculata* (Müll.). Se encuentran poblaciones enanas en islas limitadas, tanto de suelo calizo como volcánico, sin relación regular con la superficie o los recursos tróficos. Hay que contar, en este aparente desorden, con posibles reintroducciones sucesivas en el mismo territorio insular de una especie que puede ser transportada fácilmente por el mismo hombre. Sin embargo, no se puede ignorar el papel jugado por la regla ecológica de la talla de Moluscos propuesta por Rensch (SACCHI & TESTARD, 1971). Se encuentran así pequeñas tallas en territorios insulares desfavorables debido a distintos factores o conjunto de factores: edáficos (carencia de calcio), climáticos (aridez) o tróficos (escasa vegetación: *E. vermiculata* es una especie fitícola y omnívora).

En muchas islas, grandes o pequeñas, también hay casos de enanismo cronológico, que consiste en la presencia actual de poblaciones de individuos con talla inferior a la de sus precursores pleistocénicos. Hemos encontrado casos en *Murella* cerca de Palermo, en *Marmorana* cerca de Cagliari (SACCHI, 1956; 1989) en los *Iberellus* de Menorca (SACCHI, 1958) y también en las *Xeroplexa*

de Eivissa (SACCHI, 1954b), probablemente son una consecuencia común de un empeoramiento climático general del Mediterráneo cuaternario. Es posible controlar casi experimentalmente el realismo de esta interpretación en distintas especies de Mallorca estudiadas por COLOM (1988). En la Serra Nord, poblaciones de *Helix* (*Cryptomphalus*) *aspersa* (Müll.) y *Otala punctata* (Müll.), ambas especies mesófilas y fitícolas de amplia distribución, se hallan compuestas de pequeños individuos en lugares de clima árido y de individuos de tamaño grande en las zonas más frescas. Gradientes similares se encuentran en la especie mesófila-rupícola y calcífila, *Iberellus balearicus* (Pfeiffer), en la misma región (SACCHI, 1956).

Un caso particular es el de Lampedusa, pequeña isla caliza entre Sicilia y Túnez. En esta isla puede encontrarse un cronodemo más enano que el actual, un mismo ejemplo de enanismo insular (SACCHI, 1956). Las *Eobania* son las más pequeñas que encontré en todas mis investigaciones mediterráneas; su presencia correspondió posiblemente a una fase de pre-desertificación en un territorio todavía árido, pero como vimos, *E. vermiculata* se introduce fácilmente por vía pasiva, por el hombre, de forma voluntaria o involuntaria con los materiales vegetales y maderas: no tenemos pruebas de reversibilidad de los cronodemos enanos. Para estas especies, algunos autores antiguos propusieron una nomenclatura subespecífica (microraza geográfica), pero són posiblemente casos de ecomorfosis locales que en islas poco extensas y tróficamente empobrecidas, si no intervienen repoblaciones sucesivas, acaban siendo lugares de no retorno para elementos faunísticos de pequeño tamaño y limitada movilidad, aún en los más eurioicos de los Gasterópodos continentales.

AISLAMIENTO Y EVOLUCIÓN EN EL MEDIO DUNAR

Un modelo evolutivo del tipo propuesto para Gasterópodos que no sean, ni rupícolas, ni estrictamente obligados por presupuestos de edafismo químico particular, podría aplicarse a los que viven en el borde arenoso del litoral. Las dunas marítimas parecen ofrecer medios abiertos, potencialmente ilimitados, aunque tengan, sobre todo, una extensión "bidimensional" como ciertos horizontes bionómicos del litoral marino, poco profundos pero larguísimos.

Casi no se encuentran barreras mecánicas en las dunas litorales, y éstas ofrecen espacios con poca competencia interespecífica a una colonización ani-

mal que sepa hacer frente a los riesgos dominantes de la aridez, física y sobre todo fisiológica, debida a la sal marina.

En efecto, la estructura faunística de las dunas litorales, incluso para los Moluscos, es sensiblemente monótona alrededor del Mediterráneo central y occidental, con amplios desbordes en la costa atlántica, ibérica y marroquí. Sin embargo, se encuentran aquí y allá inclusiones de endemismos regionales, geográficamente poco extensas, con caracteres paleoendémicos, especialmente en el Maghreb (SACCHI, 1955). Pero los rasgos principales de las taxocenosis malacológicas son muy uniformes como consecuencia de equilibrios faunísticos que han ido constituyéndose en el curso del Cuaternario, llegando gradualmente hasta el Levante mediterráneo (SACCHI, 1971).

La euritopia de los Gasterópodos dunícolas tiene su fundamento precisamente en adaptaciones fisiológicas particulares de organismos idóneos para tolerar, casi como especies desertícolas, situaciones de alta tensión ambiental: estivaciones no crípticas, lejos de un suelo que se llega a calentar mucho; medios movedizos, continuamente barridos por los vientos del mar que traen sal y que encuentran pocos obstáculos en la vegetación discontinua del frente dunar; medios tróficamente pobres.

Por otro lado estas especies son relativamente independientes de la presencia del calcio movilizable del suelo y de su granulometría, mientras esta no llegue a ser demasiado grosera (SACCHI, 1985a). Sin embargo aquí tenemos un contingente de especies que difícilmente colonizan suelos geloides; su invasión al interior del país se limita a suelos calizos, pues las rocas calcáreas duras no son conformes a su ecología. Posiblemente esta severa calcifilia extradunar está en relación con la función de ahorro de iones minerales que ejerce el calcio reduciendo la permeabilidad celular. Los suelos calizos jugarían aquí un papel vicariante de la salinidad litoral, análogo al papel jugado en hidrobiología por las aguas internas duras con respecto a especies de origen marino o salobre (SACCHI & TESTARD, 1971).

Debido a su aspecto trófico omnívoro-coprófago, como respuesta a la escasez de proteínas en un medio tan abierto y poco poblado, la malacofauna dunar puede encontrar en la creciente ruderalización y trivialización de las dunas por sobrecarga turística, un factor localmente favorable para su expansión e incremento en la densidad de sus poblaciones (SACCHI, 1970). Tan altas posibilidades de adaptarse a medios selectivos explica el éxito de la "Kust fauna" de KOBELT (1898) en la colonización de países lejanos, donde el hombre trajo estos "white snails" a climas de tipo mediterráneo, desde California hasta Africa del Sur y Australia (GODAN, 1983; BAKER, 1986).

Parece así que el sustrato dunar puede ofrecer a los Gasterópodos terrestres el máximo grado de libertad de ambiente para su difusión geográfica, llegando de esta manera a un máximo de uniformidad faunística, sobre todo en una región insular relativamente limitada como Cerdeña.

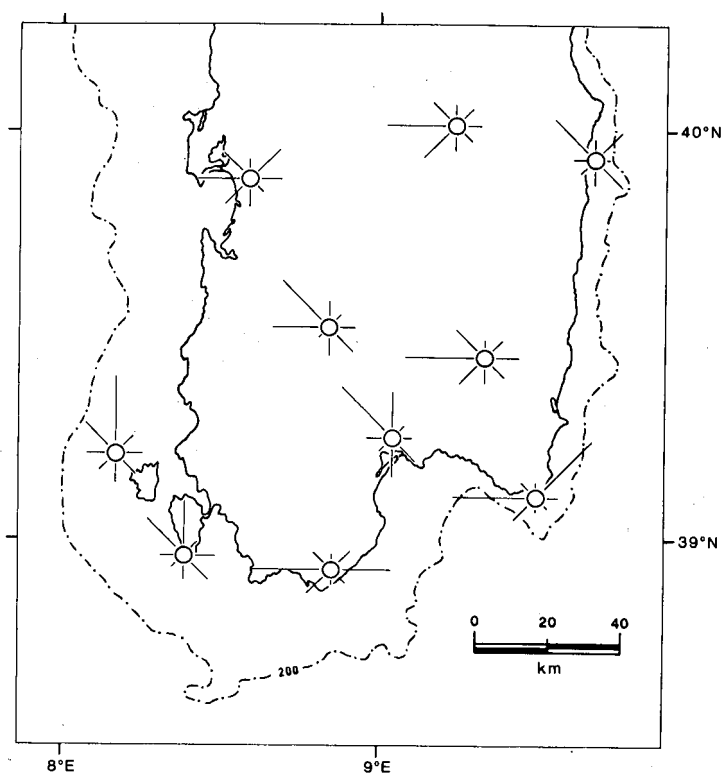


Fig. 2.- Factores hidrográficos y anemométricos que favorecen la constitución de extensos sistemas de dunas litorales a lo largo de las costas occidentales y meridionales de Cerdeña. Modificado de SACCHI (1986).

Hydrographic and anemometric factors favouring extensive littoral dune formation along the western and southern shores of Sardinia.

Sin embargo no es así, nueve años de investigación nos permiten constatar importantes discontinuidades en las poblaciones, junto a presencias inesperadas, provocadas y mantenidas por el aislamiento ecológico de sus playas, motivado por barreras edáficas en las que interviene una litología en gran parte no caliza, así como una morfología escabrosa de la costa y de todo el país sardo.

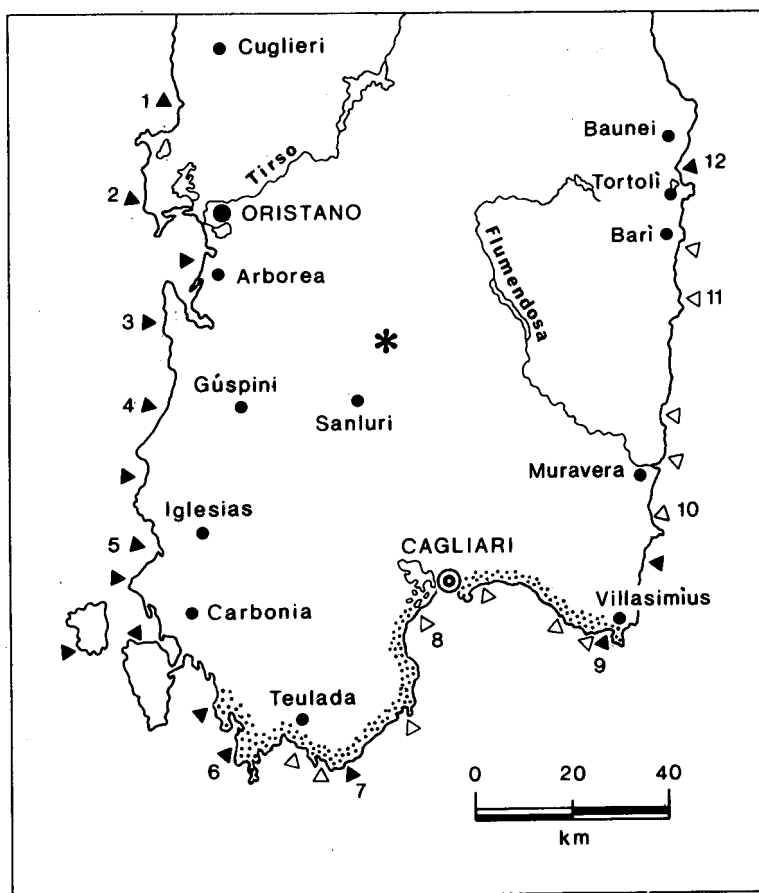


Fig 3.- Principales sistemas de dunas (triángulos negros) y de playas arenosas sin dunas (triángulos blancos) en Cerdeña occidental y meridional. La trama en la costa meridional representa la distribución discontinua de *Mastus pupa* (Brug.). El asterisco indica la localización ectópica de *M. pupa* en la zona arqueológica central (modificado de SACCHI & VERRI (1985)).

The main dune systems (black triangles) and sandy beaches without dunes (white triangles) on the western and southern Sardinia. The cross-hatching for the S coast represents the discontinuous distribution of *Mastus pupa* (Brug.). The asterisk shows the ectopic localization of *M. pupa* in the central archaeological zone (modified after SACCHI & VERRI (1985)).

Las extensas zonas graníticas, porfiríticas y de esquistos, así como lavas recientes, juegan un variado papel de barrera para la malacofauna. Como

hemos visto, una litología pobre en calcio no permite penetraciones al interior del país de la fauna dunar, sino por las dos aberturas marítimas, al noroeste y al sureste, del Campidano, la llanura plio-pleistocénica que separa el macizo del Iglesias y Sulcis, metalífero, de la masa principal de la isla. Al mismo tiempo, la presencia en la costa de una sucesión de cabos y escolleras, corta y despedaza los sistemas dunares en subsistemas locales. Los más largos, (figura 2), moldeados a lo largo de la costa occidental y meridional, por condiciones batimétricas y anemométricas favorables (baja profundidad, dominancia de "maestrale", conjunto de vientos del oeste) están colonizados por faunas típicas, ricas en especies e individuos (SACCHI, 1985a; 1989). Sin embargo, en la costa oriental estos mismos vientos, y la mucha mayor profundidad, en el umbral de la fosa del Bajo Tirreno, raramente permiten la construcción de verdaderas dunas, aquí reemplazadas por playas bajas y estrechas, (figura 3). Hay también, al pie de paredes de rocas silíceas, playas menores, o tapices de arena muy tenues sobre estas mismas rocas, poblados por pocos y triviales elementos que llegan directamente del interior. De estas pequeñas playas no trataremos en nuestra síntesis (véase SACCHI, 1986; SACCHI & VERRI, 1985). Sin embargo, hay condiciones análogas, por ejemplo, en Galicia (SACCHI & VIOLANI, 1977) pero con una fauna mediterránea empobrecida, que está cerca, para varias especies, de su límite septentrional.

ASOCIACIONES Y ESPECIES TÍPICAS

Los sistemas mayores de dunas sardas poseen poblaciones vegetales típicas y completas (BRAMBILLA *et al.*, 1982) con seriaciones que llegan hasta la etapa de grandes enebros y sabinas (*Juniperus oxycedrus* L. y *J. phoenicea* L.). Son dunas formadas por arenas finas, con diversas proporciones de calcio según la naturaleza del interior inmediato del país, pues las aportaciones organógenas del mar son actualmente casi insignificantes.

A esta zonación vegetal típica corresponden zonaciones típicas en la malacofauna dunar (figura 4). A este tipo de paisaje está condicionada la presencia del elemento más específicamente dunícola de la malacofauna italiana, la helicela *Polloneriella contermina* (Shuttl.), (figura 5) con una distribución peritirénica, desde Toscana hasta el Maghreb oriental (SACCHI, 1952 b).

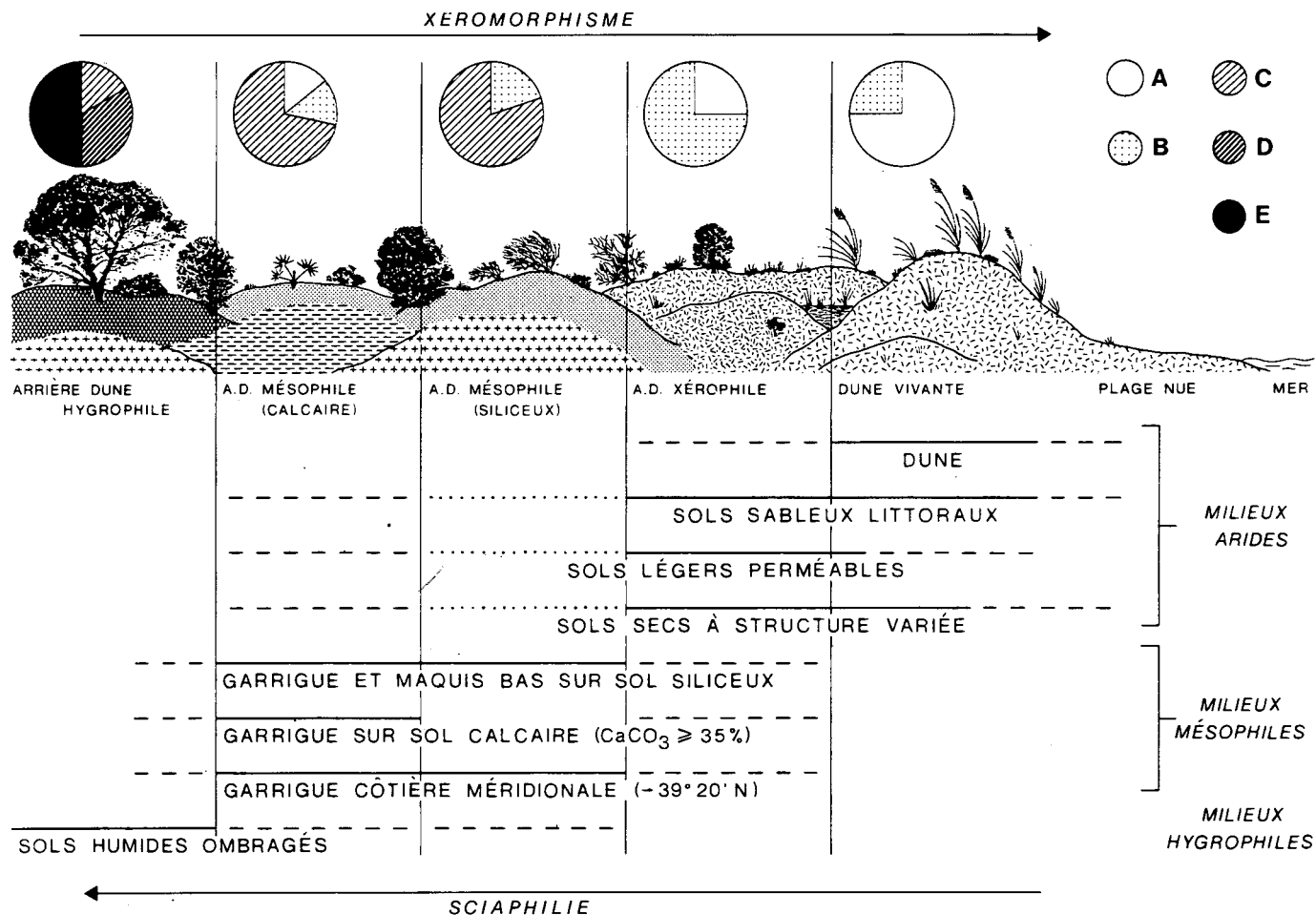


Fig 4.- Esquema de zonación de las taxocenosis de Gasterópodos dunícolas de Cerdeña. La densidad progresiva de las tramas representa el enriquecimiento creciente en coloides de arena, hacia el interior del país. En la parte superior de la figura se indican los aspectos bióticos de cada facies malacológica, contruidos según el sistema de formas biológicas de SACCHI (1985b); A = especies xerófilas con estivación no críptica, B = especies xerófilas con estivación críptica, C = mesófilas, D = hígrófilas con concha, E = desnudas (modificada de SACCHI (1986)).

A scheme of the zonation of dune-inhabiting snail associations in Sardinia. The growing content of colloids in sands is shown by the progressive line density of the plotted areas. Biotic spectra are given above, according to SACCHI's (1985b) system of life-forms: A = xerophilous species with acryptic aestivation, B = xerophilous species with cryptic aestivation, C = mesophilous, D = hygrophilous with shell, E = naked.

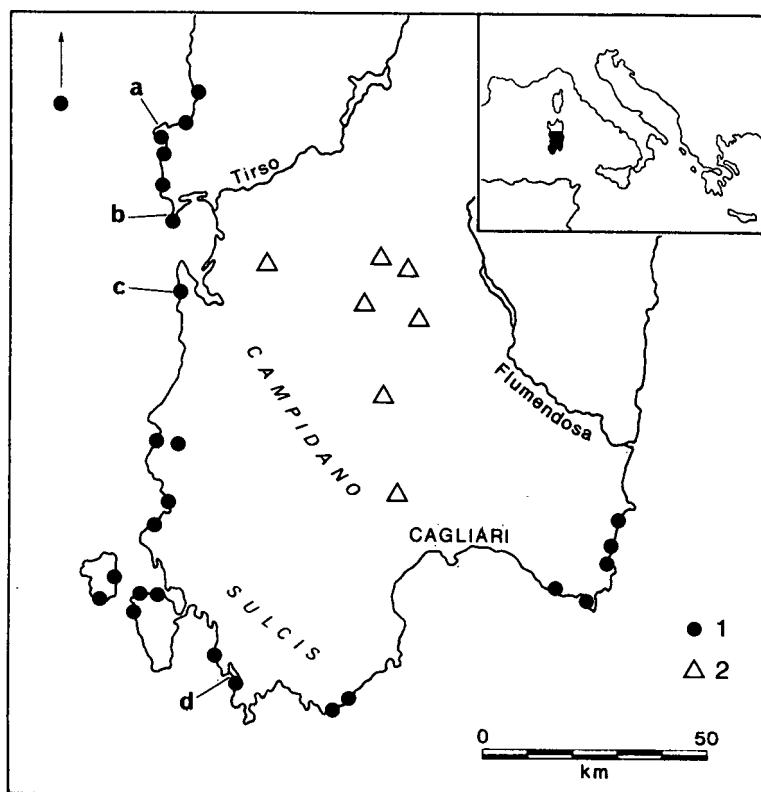


Fig. 5.- (1) Presencias de *Polloneriella contermina* (Shuttl.) (Helicellinae), la especie más estrictamente dunícola de la malacofauna italiana. Compárese esta distribución con la de los triángulos negros de la figura 3. (2) Localización en el interior del país del "caracol blanco de dunas" *Theba pisana* (Müll.). a = cabo Pallosu, b = cabo San Marco, c = Santadi, d = Porto Pino. De SACCHI (1989).

(1) Dispersal of the most strictly dune-inhabiting snail of the Italian fauna, *Polloneriella contermina* (Shuttl.) (Helicellinae). Compare the distribution of black triangles in figure 3. (2) Inland distribution of the "white dune snail" *Theba pisana* (Müll.). a = cape Pallosu, b = cape San Marco, c = Santadi, d = Porto Pino. From SACCHI (1989).

En Cerdeña, el Prosobranquio calcícola *Pomatias* (= *Cyclostoma*) *sulcatum* (Drap.) ofrece una distribución particularmente interesante. Esta especie es también peritirrenica, distribuyéndose desde Provenza hasta el Maghreb oriental. Desde un punto de vista biológico y ecológico presenta una considerable analogía con *Tudorella ferruginea* (Lam.) de la fauna balear, la cual es muy parecida incluso en las variaciones cromáticas de la concha. Sin embargo,

a lo largo de la costa oeste de Cerdeña, este Prosobranquio adquiere una ecología de retroduna arenosa. En otros distritos sardos – indicados en la figura 6– *P. sulcatum* confirma su fidelidad a rocas calizas compactas, tanto en la costa como en el interior, sin mostrar razas morfológicas distintas, contrariamente a lo que ocurre en Sicilia (SACCHI, 1954a y 1957).

La otra especie del género, *Pomatias elegans* (Müll), tiene una distribución casi paneuropea. En Cerdeña se distribuye más al norte y únicamente se encuentra en lugares muy antropizados de la zona de estudio (figura 6) sin llegar a las dunas. Una distribución hasta las zonas dunares sucede en las mismas latitudes de Italia continental (SACCHI, 1953 y 1981).

En cambio, condiciones análogas a las que conducen hasta la duna a *P. sulcatum* (presencia de fragmentos de antiguas arenas calizas entre dunas recientes o removilizadas) pueden traer hasta el mar colonias –aunque poco numerosas y muy discontinuas– de la común clausilia antropófila y antropócora *Papillifera papillaris* (Müll.), que sin embargo no llegan a formar parte de verdaderas taxocenosis dunícolas.

Por otro lado, el común “caracol blanco de dunas”, *Theba pisana* (Müll), (figura 5), no sólo coloniza grandes dunas, sino también como las *Cochlicella* y *Trochoidea trochoides* Poir. (= *conica* Drap) coloniza grandes sistemas de playas sin dunas, en la costa meridional. *Th. pisana* se encuentra también en muchas estaciones con suelos de margas en el Campidano acompañada de *Cochlicella* con varias Helicelinas. Entre estas últimas, merece una cita particular una especie arenícola, *Trochoidea elegans* (Gm.), del Golfo de León y Cataluña, muy frecuente en los medios calizos del Maghreb nord-oriental, que sin embargo es rara en Cerdeña, encontrándose en algunas estaciones del Campidano, lejos de la zona litoral, (figura 7).

En suelos haloides de la zona litoral con matorrales destaca la presencia del Enido *Mastus pupa* (Bruf.) (figura 3), que se limita a una faja meridional del territorio. Esta especie es de origen oriental y de distribución “transmediterránea” (sensu SACCHI 1955) muy frecuente en Sicilia y el Maghreb, que puede encontrarse fósil en Baleares (SACCHI, 1958; CUERDA, 1989). En el centro de Cerdeña, en las ruinas de “Nuraghe” en la zona arqueológica de Barúmini, se encuentra una población aislada de esta especie, lo cual representa una prueba más a favor de la influencia del hombre en la biogeografía mediterránea. Este hecho puede relacionarse con la presencia de *Mastus hispalensis* West. de Sevilla y con la notificación de CUERDA (*op. cit.*) sobre su presencia, por otro lado enigmática, en la provincia de Cadiz.

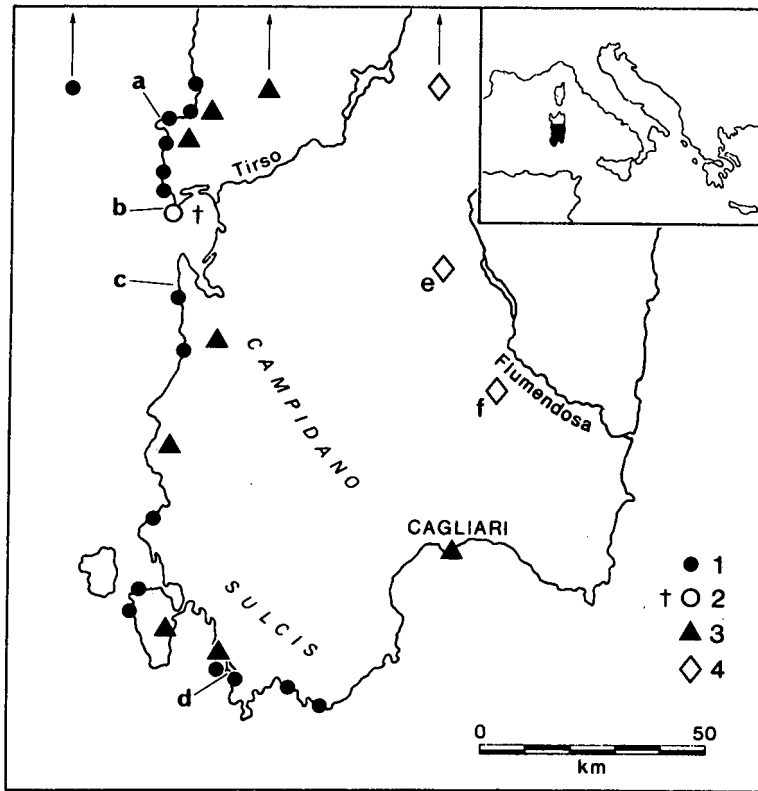


Fig. 6.- Presencias litorales de *Pomatias sulcatum* (Drap.) (Prosobranchia): (1) en arenas, (2) fósil en arenas rubias de Cabo San Marco y (3) en suelos no arenáceos, pero ricos en CaCO_3 movilizable. (4) Localizaciones en Cerdeña meridional de *Pomatias elegans* (Müll.). De SACCHI (1989).

Littoral dispersal of *Pomatias sulcatum* (Drap.) (Prosobranchia): (1) on sandy shores, (2) as a fossil, in the red Pleistocene sandstone of Capo San Marco, (3) light soils rich in CaCO_3 . (4) Isolated findings of *Pomatias elegans* (Müll.) in southern Sardinia. From SACCHI (1989).

Cerca de Cagliari, *Sphincterochila candidissima* (Drap.) alcanza localmente la orilla del mar. Esta especie es mediterránea, termófila, estrictamente cacícola, pertenece a un grupo desertícola en su ecología y es muy sedentaria y perezosa. En Cagliari está enfeudada a la terra rossa de origen terciario. Su presencia está muy localizada en Cerdeña; sin embargo, *S. candidissima* no puede considerarse un elemento dunícola, su presencia, incluso en el umbral de arenas litorales es excepcional.

PRESENCIAS EXTRAÑAS Y DE SUSTITUCIÓN

La estructura uniforme de las taxocenosis malacológicas de dunas se encuentra localmente interrumpida y alterada por presencias extrañas, siendo ésta otra consecuencia de las barreras físicas y antrópicas.

En la desembocadura de los dos torrentes llamados los Piscinnas (figura 7), hay un sistema de grandes dunas, pobres en calcio. En éstas se presenta una zonación vegetal bastante típica, pero respecto a los Gasterópodos, al lado de la rarísima *Theba pisana*, no se encuentra ni *Polloneriella contermina* ni otro elemento típico de la taxocenosis. Sin embargo, hay una helicella xerófila cuya presencia en Cerdeña es única y problemática, se trata de *Xeromunda* cfr. *durieui* (Moq.-Tand.). Las *Xeromunda* más cercanas se encuentran en una zona litoral limitada al Golfo de Taranto y al Maghreb nord-oriental (MANGANELLI & GIUSTI, 1989) puesto que la *X. turbinata* DeCrist. & Jan, del Faro de Messina, aunque tenga un aspecto exterior parecido, es realmente una pequeña *Cernuella* (GIUSTI, com. per., analizando mi material de Octubre de 1971).

La presencia de *X. cfr. durieui* en estas dunas puede ser resultado de una introducción pasiva, y su persistencia fruto de una competencia interespecífica nula. Estas playas fueron aisladas, incluso antropogeográficamente hace unos años, debido a la existencia de una colonia penal mucho más extensa que en la actualidad. Unos kilómetros más al norte, la especie se hace mucho menos frecuente, se asocia a elementos locales y pronto desaparece. Las playas, al norte y al sur de Piscinnas tienen asociaciones típicas, sin *X. durieui*, caracterizadas por *Polloneriella contermina* que incluso penetra unos kilómetros al interior del país donde los vientos dominantes del oeste empujan las dunas de los pequeños valles abiertos al mar (SACCHI, 1989).

Otras presencias excepcionales en playas arenosas revelan el juego del aislamiento ecológico. Así, en las playas, sin dunas verdaderas, del Golfo de Oristano, (figura 7), encontramos poblamientos de una helicella que vive fundamentalmente en las montañas calizas del país: *Xerosecta* (= *Xeromagna*) cfr. *cespitum* (Drap.), es una especie xeromorfa que también encontramos fósil en capas rojas pleistocénicas de Cabo de San Marco, junto a especies mesófilas, pero sin ninguna de las especies que pueblan actualmente las dunas del Cabo (CARRADA *et al.*, 1966). Hoy, la presencia de *Xerosecta* en las playas oristanenses puede considerarse como una vuelta al mar —en ausencia de los elementos más modernos y típicos— de elementos xerófilos localmente banales que fueron eliminados, en épocas sucesivas, de las grandes dunas.

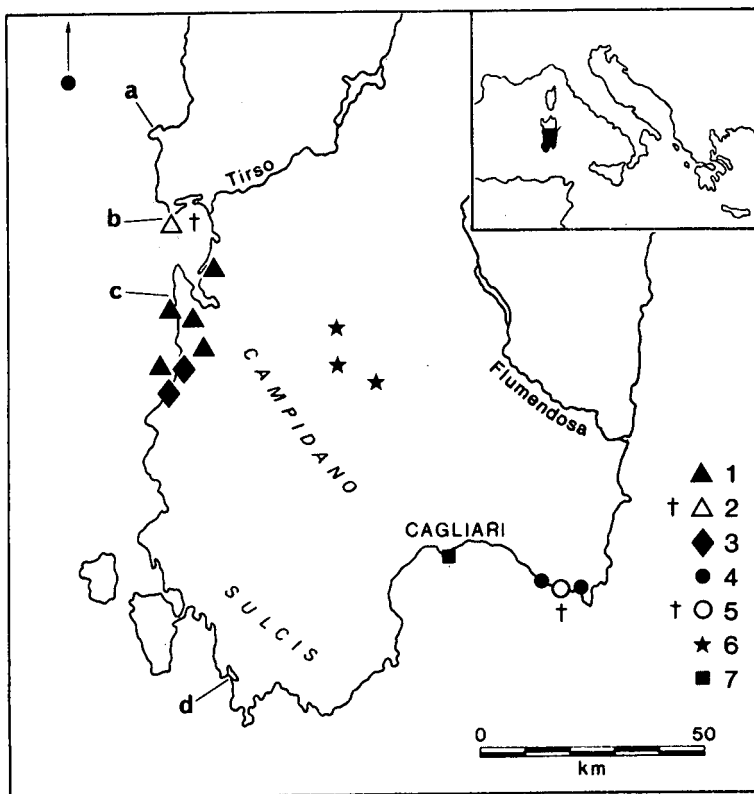


Fig. 7.- Presencias excepcionales en medio dunar u otro ambiente litoral de: *Xerosecta* cfr. *cespitum* (Drap.), actual (1) y fósil (2), del Pleistoceno, a Capo San Marco (2), *Xeromunda* cfr. *durieui* (M.T.) (3), *Trochoidea pyramidata* (Drap.), viviente (4) y subfósil (5). Estaciones con *Trochoidea elegans* (Gm.) (6). Presencia litoral, no psamícola de *Sphincterochila candidissima* (Drap.) (7). Modificado de SACCHI (1989).

Unexpected findings in sand dunes or on sandy shores of: *Xerosecta* cf. *cespitum* (Drap.), alive (1) and fossil, in the Pleistocene of Capo San Marco (2), *Xeromunda* cf. *durieui* (M.T.) (3), *Trochoidea pyramidata* (Drap.), living (4) and subfossil (5). Inland stations of *Trochoidea elegans* (Gm.) (6). Littoral presence of *Sphincterochila candidissima* (Drap.) (7). Modified after SACCHI (1989).

Ejemplos análogos los podemos encontrar en *Trochoidea pyramidata* (Drap.), especie muy frecuente en suelos no arenosos de los países centromediterráneos. *T. pyramidata* es también común al norte de Cerdeña, cerca del Alguer, Porto Torres y Sassari, países más ricos en rocas calcáreas, pero no es común al sur de la gran isla. La encontramos viviente o subfósil en tres

playas al este de Cagliari (figura 7) en el rincón suroriental de Cerdeña. En esta zona puede estar acompañada de *Theba pisana* y *Polloneriella contermina* en las playas sin zonación malacológica típica. El carácter fortuito y probablemente transeunte de su discontinua presencia psamícola está documentado por su desaparición de las localidades más antropizadas, aún considerando su tendencia a refugiarse en microambientes de tipo ruderal. Así, cerca de Villasimius, donde la encontramos viviente en 1979, ya no se encontraba ocho años más tarde. Este destino ha sido común a muchos elementos faunísticos característicos o triviales, destruidos por la explotación turística irracional de nuestras playas mediterráneas.

En las arenas litorales no se hallan los elementos paleoendémicos de la malacofauna sardo-corsa. Tanto las *Marmorana* como *Tacheocampylaea* pueden localmente acercarse a la costa, pero sin abandonar su medio de rocas y piedras que aseguran, como vimos anteriormente, protección a la competencia interespecífica y conservación de una identidad faunística de tipo alopátrico.

AISLAMIENTO Y DISPONIBILIDAD DE RECURSOS

Los casos que hemos analizado confirman una vez más la ocurrencia de fenómenos frecuentes en condiciones de aislamiento.

Cuando un ambiente no puede ser colonizado por poblaciones características, debido a barreras geográficas o de otra naturaleza, sus recursos ecológicos se encuentran explotados por otras especies triviales, tal vez ya presentes, que poseen nichos relativamente afines. Esta sustitución oportunista llena los vacíos a cambio de una pérdida de especialización de la taxocenosis y, en consecuencia, hay un menos completo aprovechamiento de los recursos, quedando así una puerta entreabierta a futuros inmigrantes especialistas.

Esta ley es valedera incluso en el mayor continente insular del mundo, el continente-isla de Australia (Fox & Fox, 1986). Como argumento malacológico de esta ley en Australia hay los caracoles blancos de origen paleártico que, en ausencia de competidores locales y parásitos idóneos para controlarlos, pudieron aprovechar los recursos disponibles llegando a ser una plaga en los sistemas locales, naturales o antrópicos, particularmente en las extensas zonas de pastoreo con rotación de cultivos de alfalfa y cereales, en la zona meridional de clima mediterráneo (BAKER, 1986). En otros campos fuera de

la malacología también ha habido situaciones parecidas que afectan a la botánica, la zoología e incluso la antropología.

Una razón más para defender en nuestros países, con el rigor que nos enseña Europa del Norte, no únicamente las especies dunícolas que consideremos interesantes para la ciencia natural o para la cocina, sino el conjunto de los ecosistemas dunares, con la convicción que especies “conservadas” artificialmente, fuera de su contexto ecológico natural, tarde o temprano, están destinadas a desaparecer. Todos sabemos los peligros que amenazan la existencia de las dunas litorales como medio ecológico e incluso como elemento fisiográfico del paisaje. A las nuevas generaciones de ecólogos y naturalistas incumbirá la tarea de defender lo que queda de los antes ricos y admirados paisajes naturales circummediterráneos.

CONCLUSIÓN: EL ARCHIPIÉLAGO DUNAR

El ambiente dunar esboza así en Cerdeña un rosario de playas más o menos extensas y profundas, aisladas por suelos no solamente vedados a las especies psamófilas, sino únicamente habitables por una malacofauna empobrecida y trivial, dominada por la mesófila y ubicuista *Eobania vermiculata* (Müll.) edáficamente indiferente.

Una parte de estas playas se halla todavía, o se halló en época reciente, en condiciones de continuidad o de estrecha contigüedad: situación teóricamente comparable a la de un archipiélago ecológico “continental”. Otras playas son, sin embargo, de formación reciente, o están desde hace tiempo apartadas de los sistemas principales de dunas, presentando poblamientos insólitos y fortuitos. Estas playas evocan el equivalente ecológico de las islas “oceánicas” en biogeografía.

Es posible, entonces, averiguar en taxocenosis potencialmente abiertas y constituidas por especies en apariencia eurioicas y oportunistas, modelos estructurales paralelos a los de la clásica biogeografía insular. Pero en nuestro caso se trata de aislamientos secundarios, en el cuadro de una gran isla, de un “pequeño continente”, demasiado extenso para que su aislamiento geográfico primario y las características faunísticas que proceden de éste (GIUSTI & CASTAGNOLO, 1983), puedan jugar un papel determinante en un drama actual, representado por actores de tamaño y posibilidad de desplazamiento activo tan limitados.

Modelos análogos pueden encontrar confirmación en otros territorios insulares más directamente comparables con Cerdeña, pero probablemente no en Mallorca, isla con interior calizo que facilita penetraciones y flujos de poblaciones de los elementos xerófilos y mesófilos en las taxocenosis de gasterópodos litorales.

AGRADECIMIENTOS

Concluyendo este rápido panorama, quiero agradecer a los colegas y amigos ecólogos mallorquines, Gabriel Moyá y Antoni Martínez Taberner, su invitación, que me permitió volver, después de tantos años, a una Mallorca siempre interesante y apasionante para el naturalista, pero tan diferente y no siempre mejorada para el ecólogo. Rico de entusiasmo y juventud, sin embargo pobre en "recursos disponibles", recorrí las Baleares a pie, en bicicleta, en tranvía, o en los simpáticos y pausados trenecitos, hoy casi desaparecidos. Así pues, ya funcionaba el "Sóller Express", con apéndice turístico-tranviario. Quiero expresar aquí mi recuerdo y reconocimiento a los naturalistas de Baleares que con tenacidad y fe supieron estudiar estas islas en tiempos no muy favorables a estudios oficiales y "políticos" de la naturaleza; sobre todo a Ll. Garcias, botánico de Artá, y a Ll. Gasull, malacólogo de Palma. Por último, vayan mis buenos votos augurales al inagotable entusiasmo y a la perenne juventud del gran amigo Guillem Colom, en su laboratorio activísimo de Sóller.

BIBLIOGRAFIA

- BACCI, G. 1951.- Le razze di *Ambigua fuscolabiata* Rossm. Un problema di sistematica e di genetica. *Ann. Mus. zool. Univ. Napoli*, 3(9): 1-24.
- BAKER, G.H. 1986.- The biology and control of white snails, introduced pests in Australia. *CSIRO, Div. Entomology, Techn. Papers*, 25: 1-31.
- BRAMBILLA, A.A.; CANEVA, G.; DE MARCO, G. & MOSSA, L. 1982.- Analisi fitogeografica della seriazione psammofila costiera in Sardegna meridionale. *Ann. di Bot.*, 40: 69-96.
- CARRADA, G.C.; PARISI, V. & SACCHI, C.F. 1966.- Dati per una biogeografia dei Molluschi continentali in Sardegna. *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 105: 377-388.
- COLOM, G. 1988.- *El medio y la vida en las Baleares*. 3ª Ed. Cons. Cult. Educ. Esports, Gov. Balear, Palma de Mallorca: 1-292.
- CUERDA, J. 1989.- *Los tiempos cuaternarios en Baleares*. Cons. Cult. Educ. Esports, Gov. Balear, Palma de Mallorca: 1-316.
- FOX, M.D. & FOX, B.J. 1986.- The susceptibility of natural communities to invasion. In Groves, R.H. & Burdon, J.J. (Eds) "*Ecology of biological invasions: an Australian perspective*". Austral. Acad. Sci., Canberra: 57-66.
- GIUSTI, F. & CASTAGNOLO, L. 1983.- I Molluschi viventi, terrestri e d'acqua dolce, nello studio biogeografico dell'isola di Sardegna. *Lav. Soc. it. Biogeogr.* (n.s.) 8: 227-249.
- GIUSTI, F. & MANGANELLI, G. 1984.- Relationship between geological land evolution and present distribution of terrestrial Gastropods in the western Mediterranean area. In: Solem, A. & Van Bruggen, C. (Eds.) "*World-wide snails. Biogeographical studies on non-marine Mollusca*". Brill-Backhuys, Leiden: 70-92.

- GODAN, D. 1983.— *Pest slugs and snails. Biology and control* (transl. by Sh. Gruber). Springer-Verlag, Berlin: 1-445.
- HANSKI, I. & A. PELTONEN, 1988.— Island colonization and peninsulas. *Oikos*, 51: 105-106.
- JAECKEL, S. 1952.— Die Mollusken der Spanischen Mittelmeerinseln. *Mitt. Zoolog. Mus. Berlin*, 28: 54-143.
- KOBELT, W. 1898.— *Studien zur Zoogeographie. II Die fauna der meridionalen Subregion*. Kreidel. Ver., Wiesbaden: 1-300.
- LA GRECA, M. & SACCHI, C.F. 1957.— Problemi del popolamento animale nelle piccole isole mediterranee. *Ann. Ist. Mus. zool. Univ. Napoli*, 9(3):1-190.
- LOMOLINO, M.V. 1990.— The target-area hypothesis: the influence of island area on immigration rates of non-volant animals. *Oikos*, 57: 297-300.
- MANGANELLI, G. & GIUSTI, F. 1989.— Notulae malacologicae, 43: *Xeromunda* in Italy (Pulmonata, Hygromiidae). *Boll. malacologico*, 25:1-22.
- MC ARTHUR, R.H., WILSON, E.O. 1967.— *The theory of island biogeography*. Monographs in population biology, Princeton Univ. Press, 1:1-250.
- RENSCH, B. 1937.— Untersuchungen über Rassenbildung und Erblichkeit Rassenmerkmalen bei Sizilischen Landschnecken. *Z. Ind. Abstamm. Vererb.* 72: 464-588.
- SACCHI, C.F. 1952a.— I Molluschi delle dune fossili nelle isole ponziane nei rapporti con la malacofauna vivente: *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 91: 240-250.
- SACCHI, C.F. 1952b.— Les problèmes d'*Helicella psammoica* (Morelet) *Vie et Milieu*, 3:421-430.
- SACCHI, C.F. 1953.— Ecologia dei popolamenti di Molluschi psammicoli a Cuma (dune del Fusaro e di Licola). *Arch. zool. it.*, 38: 195-244.
- SACCHI, C.F. 1954a.— *Cyclostoma (Tudorella) sucatum* (Drap.) in Sicilia occidentale. *Doriana*, 1(49):1-4.
- SACCHI, C.F. 1954b.— Contributo alla conoscenza dei popolamenti delle piccole isole mediterranee. Cenni biogeografici sulla malacofauna di Ivisa (Pitiuse). *Boll. di Zool.*, 21:1-40.
- SACCHI, C.F. 1955.— Il contributo dei Molluschi terrestri alle ipotesi del "ponte siciliano". Elementi tirrenici ed orientali nella malacofauna del Maghreb. *Arch. zool. it.*, 40:49-181.
- SACCHI, C.F. 1956.— Fattori ecologici e fenomeni microevolutivi nei Molluschi della montagna mediterranea. *Boll. di Zool.*, 22: 563-652.
- SACCHI, C.F. 1957.— Componenti storiche e fattori ambientali nelle fisionomie zoologiche della Sicilia. *Boll. di Zool.*, 24: 633-683.
- SACCHI, C.F. 1958.— Contributo alla conoscenza dei popolamenti delle piccole isole mediterranee. Dati microsistemati di Polmonati terrestri e considerazioni biogeografiche sulle Baleari orientali. *Publ. Inst. Biol. apl. Barcelona*, 27: 145-163.
- SACCHI, C.F. 1959.— Effetti insulari nei Polmonati conchigliati e nei Prosobranchi terrestri, viventi e fossili, di Ventotene (isole Ponziane). *Ann. Mus. civ. St. nat. Genova*, 71: 348-416.
- SACCHI, C.F. 1960.— Les aspects biologiques de la Sicile et des petites îles voisines d'après les biogéographes italiens. *C.N.R.S., Coll. intern.* 94: 113-125.
- SACCHI, C.F. 1963.— Origini ed evoluzione della malacofauna appenninica meridionale. *Ann. Ist. Mus. zool. Univ. Napoli*, 15(7): 1-88.
- SACCHI, C.F. 1964.— Ecological and historical bases for the study of the Iberian terrestrial Mollusca. *Proc. I Europ. malac. Congr.*: 243-247.
- SACCHI, C.F. 1970.— Inquinamenti marini e paesaggio litorale. *Quad. staz. idrobiol. Milano*, 1: 66-97.
- SACCHI, C.F. 1971.— Ecologie comparée des Gastéropodes Pulmonés des dunes méditerranéennes et atlantiques. *Natura, Milano*, 63: 277-358.

- SACCHI, C.F. 1985a. – Contributo alla conoscenza delle dune marittime della Sardegna: i Gastropodi come indicatori d'edafismo e d'isolamento. *Rend. Sem. Fac. Sc. Univ. Cagliari*, 54 suppl.: 215-230.
- SACCHI, C.F. 1985b. – Les formes biologiques animales comme indicatrices du milieu: considérations générales et exemples pratiques. *Rend. Sem. Fac. Sc. Univ. Cagliari*, 54 suppl.: 303-318.
- SACCHI, C.F. 1986. – Les Gastéropodes dunicoles de la Sardaigne méridionale: essai écologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 23: 77-88.
- SACCHI, C.F. 1989. – Les taxicénoses des Gastéropodes dunicoles sardes: isolement dans l'isolement. *Biol. Gallo-hell.*, 16:37-52.
- SACCHI, C.F. & TESTARD, P. 1971. *Ecologie animale: organismes et milieu*. Doin Ed., Paris: 1-480.
- SACCHI, C.F. & VERRI, G. 1985. – Les Gastéropodes des dunes méridionales sardes, indicateurs du milieu et de l'histoire du peuplement. *Rapp. Comm. intern. Mer Médit.*, 29(6): 137-141.
- SACCHI, C.F. & VIOLANI, C., 1977. Ricerche ecologiche sulle Elicidi dunicole della Rìa di Vigo (Spagna). *Natura. Milano*, 68:253-284.
- TAYLOR, R.J. 1987. – The geometry of colonization: I-Islands. *Oikos*, 48:225-231.
- WRIGHT, D.H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, 41:496-506.
- ZAVATTARI, E. (Ed.) 1960. – Biogeografia delle isole Pelagie. *Rendic. Acc. naz.*, XL (4) 11:1-140.